Description et biologie d'une nouvelle espèce de *Virola* (Myristicaceae) de Guyane

Daniel SABATIER
ORSTOM, Laboratoire de Botanique, Institut de Botanique,
163 rue A. Broussonnet, 34000 Montpellier, France.
daniel.sabatier@wanadoo.fr

MOTS CLÉS
Virola,
Myristicaceae,
Guyane,
sex-ratio,
dissémination.

RÉSUMÉ
Description de *Virola kwatae* Sabatier, espèce nouvelle de Guyane française ; notes sur ses affinités taxonomiques, sa biologie et son écologie. Ce grand arbre forestier, jusqu'ici confondu avec *V. michelii* Heckel, a fait l'objet de nombreuses observations de terrain, relatives notamment à son système de dissémination, très spécialisé envers un petit nombre de frugivores, dont le plus efficace est le singe atèle (*Ateles paniscus*).

KEY WORDS
Virola,
Myristicaceae,
French Guiana,
sex ratio,
seed dispersal.

ABSTRACT
Virola kwatae Sabatier, a new species of forest tree from French Guyana, is described; its taxonomic affinities, and biological and ecological features are discussed. This species, previously confused with *V. michelii* Heckel, was observed extensively in the field, especially regarding its dispersal system, which is highly specialized for a few frugivores, the most efficient being the spider monkey (*Ateles paniscus*).

Diverses collections d'un *Virola* de Guyane française initialement identifiées comme *V. michelii* Heckel, diffèrent significativement de cette espèce par de nombreux caractères. Depuis 1980, les études écologiques menées dans la région Arataye-Nouragues (SABATIER 1983 ; FORGET 1988) font référence à *V. sp. nov.* ou *V. sp.1* pour nommer cette espèce. L'étude botanique des spécimens d'herbier collectés durant ces travaux a confirmé que ces remarquables grands arbres qui émergent de la canopée appartiennent à une espèce inédite.

Virola kwatae Sabatier, **sp. nov.**

Arbor dioecia altissima usque 55 m alta, anteridibus deltatis usque ad 1,5-3,5 m altis. Lamina foliorum chartacea, lanceolata vel elliptica-oblonga, 7-22 cm longa, 2,5-6 cm lata, subtus pallida. Species foliis juvenilibus pubescentibus, trichomatibus dendriticis, foliis maturis glabrescentibus (aliquando basi vix sparsim puberulis stellatis), fructibus magnis glabrescentibus a congeneribus diversa. — Fig. 1.

TYPE. — *Sabatier 931*, Guyane française, Rivière Arataye, Saut Pararé, fl. ♀, 31 juil. 1984 (holo-, P ; iso-, CAY, INPA, MG, K, NY, U, US).

Arbre dioïque atteignant 55 m de hauteur avec un fût de 110 cm de diamètre, toujours pourvu de grands contreforts deltoïdes, peu ou pas ramifiés pouvant atteindre 3,5 m de hauteur ; rhytidome grisâtre à noirâtre, cassant, plus ou moins fissuré verticalement, exsudation d'un liquide rouge pâle à la coupe de l'écorce. Très jeunes rameaux pubérulents, pilosité brun-ocre très rapidement caduque, poils étoilés d'environ 0,2 mm de diamètre ; rameaux plus âgés glabres ou glabrescents, verts sur le frais, lisses ou légèrement verruqueux, devenant noirâtres et sillonnés avec l'âge.

Limbe chartacé, lancéolé-elliptique ou oblong-elliptique, 7-22 × 2,5-6 cm (jusqu'à 31 × 9 cm chez les jeunes individus) ; base plus ou moins atténuée à obtuse, décurrente sur le pétiole, souvent révolutée ; sommet rétréci, acuminé ; face supérieure glabre, très finement et uniformément ponctuée (bien visible sur matériel sec lorsque celui-ci noircit au séchage chez les feuilles jeunes) ; face inférieure très densément pubescente brun-ocre chez les feuilles juvéniles. Poils du limbe d'aspect dendritique, ramifiés dès la base, 0,3-0,5 mm de hauteur, avec 6-11 ramifications de 0,1-0,4 mm de longueur ; poils d'aspect étoilé sur la nervure primaire, 0,15-0,2 mm de diamètre. Cette pilosité est très rapidement caduque (aspect pelucheux), laissant quelques poils résiduels, généralement d'aspect étoilé, à la base et sur la nervure primaire. Sur le frais, la face inférieure prend souvent une couleur gris perle. Nervure primaire déprimée à la face supérieure sauf dans sa partie médiane où elle devient généralement proéminente-filiforme ; 15-27 paires de nervures secondaires brochidodromes, planes ou imprimées dessus, légèrement proéminentes dessous ; nervures tertiaires presque parallèles, nervilles formant un réseau dense (0,5 mm) généralement peu visible. Pétiole canaliculé, 6-11 mm de longueur et 1,5-2 mm de diamètre, glabrescent ou garni de poils étoilés épars.

Inflorescences en panicules de cymes, apparaissant à l'aisselle de feuilles plus ou moins réduites, dans la partie proximale des unités de croissance en cours de développement ; axes anguleux-comprimés sur le sec mais lisses-turgescents sur le frais, pubérulents brun-ocre à poils étoilés d'environ 0,15 mm de diamètre, denses et tardivement caducs, ramifications souvent opposées ; fleurs groupées en glomérules constitués d'une succession de fascicules axilés par des bractées ; bractées caduques, orbiculaires, de 4-5 mm de diamètre, brun-ocre, pubérulentes à poils étoilés denses. Inflorescences mâles à 1-2 ordres de ramification, 2-4 paires d'axes secondaires ; 6-8 fleurs par fascicule ; inflorescences femelles peu ramifiées, 2-3 paires de glomérules latéraux, 3-5 fleurs par fascicule.

Fleurs jaune-orangé à périanthe trilobé légèrement charnu ; lobes de plus de 1/3 de la longueur du périanthe ; face externe pubérulente à poils étoilés denses ; face interne garnie de poils simples, peu denses, d'aspect cireux. Fleurs mâles d'environ 4 mm de longueur, périanthe de 2 mm ; androcée de 1,5-2 mm de longueur, androphore ténu, d'environ 1 mm de longueur, quelquefois prolongé au delà des anthères par un filament caduc ; 4-5 anthères unies sur toute leur longueur, de 0,6-0,7 mm de longueur. Fleurs femelles légèrement plus grandes, environ 5 mm, le périanthe de 2,5 mm ; ovaire ovoïde à base tronquée et suture latérale déprimée, densément pubérulent ocre, à poils étoilés ; stigmate bilabié, oblique, vert-pâle sur le frais.

Fruits mûrs ovoïdes, 4-5(-6,5) × 3,5-4 cm, à suture peu marquée, glabrescents, luisants, vert-jaunâtre à jaune orangé ; valves épaisses, 0,8 cm sur le frais, 0,3 cm sur le sec, orangé-pâle à l'intérieur ; graine ovoïde, 2,3-3(-3,5) × 1,5-2,2 cm, à surface lisse marquée de dépressions longitudinales ; arille rouge vif, laciniée sauf près de la base, épaisse de 1-1,5 mm.

L'épithète *kwatae* fait référence aux singes-araignées, ou atèles (*Ateles paniscus*), localement nommés kwata dans plusieurs langues, qui consomment abondamment les fruits de ce *Virola* (Sabatier 1983).

Paratypes. — Guyane française : *Granville 3206*, Montsinery, piste de « Risquetout », fr., 4 déc. 1979 (CAY) ; *3698*, sommet Tabulaire (fl. ♂), 1 sep. 1980 (CAY, P) ; *Mori & Boom 15017*, Saül, Monts La Fumée, fl., 2 oct. 1982 (CAY, NY) ; *Mori, Gracie & Snyder 23976*, Saül, route de Bélizon, fr., 20 sep. 1994 (CAY, NY) ; *Poncy 1013*, station des Nouragues, fr., 1 mars 1996 (CAY, P) ; *Riera & Joly 2034*, station des Nouragues, fr., 14 nov. 1994 (CAY, P) ; *Sabatier 793*, rivière Arataye, Saut Pararé, arbre n° 1059, fr., 18 oct. 1983 (CAY, NY, P), même individu

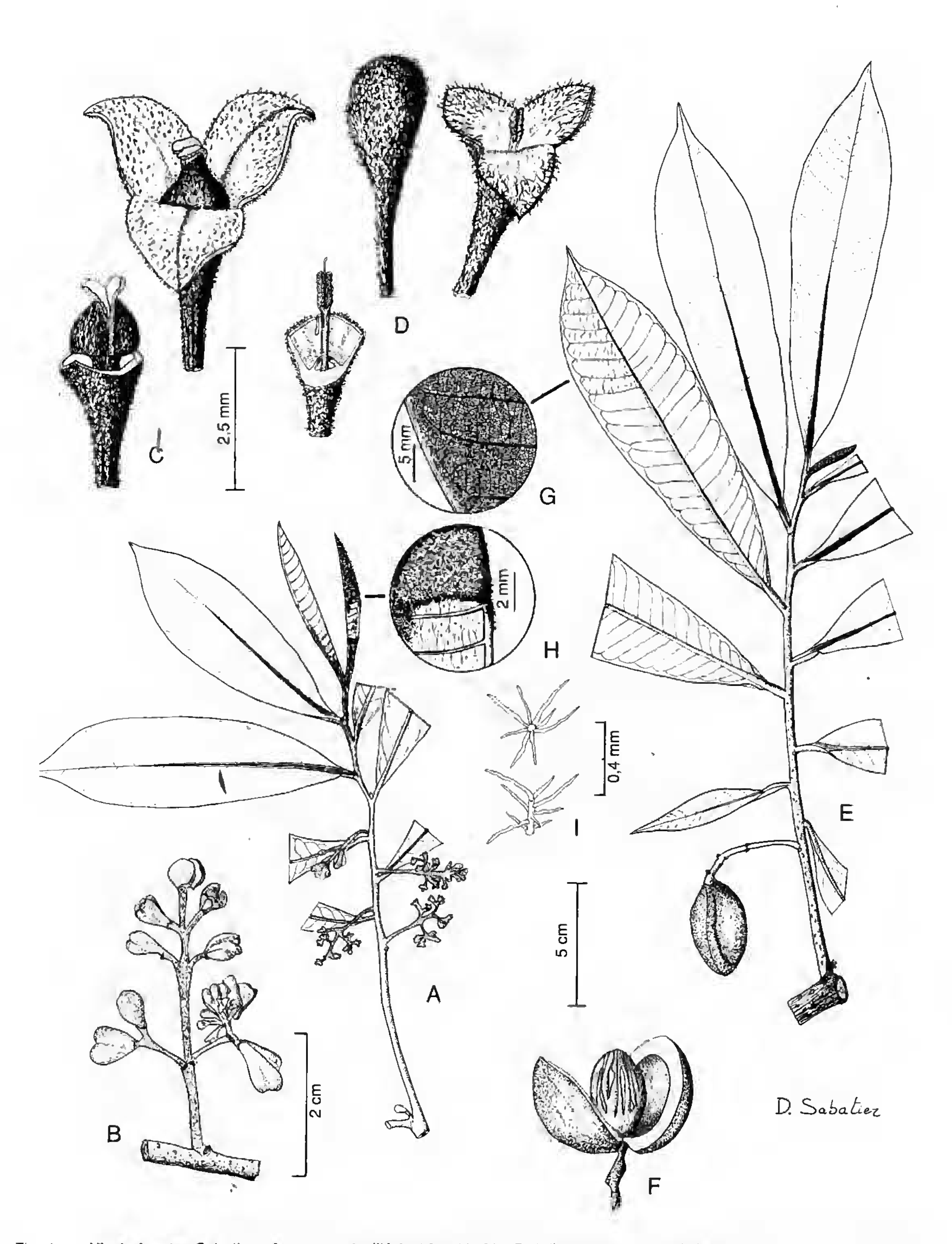


Fig. 1. — ***Virola kwatae*** Sabatier : **A**, rameau feuillé florifère (fl. ♀) ; **B**, inflorescence ♂ partiellement épanouie ; **C**, fleurs ♀ ; **D**, fleurs ♂ ; **E**, rameau feuillé fructifère ; **F**, fruit mûr ; **G**, face inférieure d'une feuille mature ; **H**, face inférieure d'une très jeune feuille ; **I**, poils dendritiques de la face inférieure des jeunes feuilles en vue apicale (haut) et latérale (bas). A, C, H, I, *Sabatier 931* ; B, D, *Sabatier 930* ; E, F, G, *Sabatier 793*.

que le type ; *930*, rivière Arataye, Saut Pararé (fl. ♂), 31 juil. 1984 (CAY, NY, P) ; *959*, rivière Arataye, Saut Pararé (fl. ♀), 18 août 1984 (CAY) ; *1080*, fleuve Sinnamary, Petit Saut, stér., 11 mai 1985 (CAY), échantillon de bois CTFw 30120 ; *Sabatier & Prévost 2123*, fleuve Sinnamary, Petit Saut, stér., 27 juin 1988 (CAY), échantillon de bois CTFw 31278.

AFFINITÉS. — *Virola kwatae* appartient au groupe « Surinamenses », sensu SMITH (1937) et ne s'en écarte que par la présence de poils dendritiques au lieu d'un trichome uniforme d'aspect étoilé, cependant ces poils sont également sessiles.

Par sa stature et ses grands contreforts *V. kwatae* peut être comparé à *V. surinamensis* (Rol.) Warb., mais ce dernier est inféodé aux milieux marécageux (RODRIGUES 1980) ; il diffère nettement de *V. michelii* (avec lequel il a été souvent confondu), qui se caractérise notamment par une stature moindre, des contreforts beaucoup moins développés, la nervure primaire déprimée sur toute la longueur de la face supérieure et le tomentum brun, non caduc des carpelles. De ces deux espèces proches, qu'il côtoie en forêt ainsi que des autres espèces du groupe « Surinamenses », il se distingue nettement par la pilosité du limbe très rapidement caduque, faite principalement de poils dendritiques, au lieu d'un indument pubérulent constitué exclusivement de minuscules poils étoilés (0,1-0,2 mm de diam.) peu caducs et aussi par la grande dimension des fruits, comparable à celle de *V. megacarpa* A.H. Gentry et de *V. dixonii* Little du groupe « Rugulosae ».

ANATOMIE DU BOIS (Texte de P. DÉTIENNE, CIRAD-Forêt, Laboratoire d'anatomie ; comm. pers.). — Le bois parfait a une teinte beige clair qui ne le différencie pas ou très peu de l'aubier. Son grain paraît plutôt fin, sa maille est rendue perceptible par sa couleur marron. Sa densité à 12% d'humidité se situe vers 0,5-0,6.

L'anatomie du bois de *Virola kwatae* est très semblable à celle des autres espèces signalées en Guyane française (DÉTIENNE & JACQUET 1983 ; LOUREIRO et al. 1989) si bien qu'aucun critère ne permet de le séparer d'une façon nette. Seule la taille et la fréquence des vaisseaux, qui sont des caractères un peu variables donc pas très fiables, font apparaître des nuances : les vaisseaux de *V. kwatae* sont généralement plus larges que ceux de *V. michelii*, de *V. multicostata* Ducke et de *V. sebifera* Aubl. (160-170 µm contre 110-140 µm en moyenne) et un peu moins nombreux que ceux de *V. surinamensis* (6 à 9 contre 2 à 5 par mm^2).

ÉLÉMENTS DE BIOLOGIE ET D'ÉCOLOGIE. — **Architecture** : dans les jeunes stades, l'organisation des axes est typique du modèle de Massart avec un tronc monopodial, orthotrope à croissance et ramification rythmiques portant des pseudo-verticilles de branches plagiotropes ; les sujets plus avancés manifestent, à l'extrémité des rameaux des étages inférieurs, une ramification par réitération totale particulièrement développée qui confère à la cime une physionomie en « porte manteaux » comparable à celle décrite par LOUBRY (1994) chez *V. surinamensis*.

Sex-ratio : D'après l'étude des individus fertiles recensés en août 1984 sur 15 ha au site Arataye Saut Pararé, le nombre de pieds femelles semble supérieur à celui des mâles (24 ♀ ; 13 ♂ et 14 stériles de plus de 30 cm de diamètre à 1,3 m) ; cependant si, comme cela a été observé chez *V. michelii* et *V. surinamensis* (LOUBRY 1994), les floraisons des individus ♂ sont beaucoup plus dispersées que celles des ♀, ce rapport pourrait en réalité être plus équilibré dans la population ; de nombreux individus stériles seraient des ♂ dont la floraison n'est pas en phase avec le pic de floraison des ♀. Toutefois pour une même période de floraison, le sex-ratio est nettement en faveur des femelles, situation inverse de celle rencontrée en Amazonie centrale chez *V. calophylla* Warb (ACKERLY et al. 1990).

Densité de population : Au site Arataye Saut Pararé où l'espèce est abondante, la densité des arbres de plus de 30 cm de diamètre (à 1,3 m) est de 3,4/ha (51 individus pour 15 ha). Par contre dans les autre sites de Guyane où l'espèce a été rencontrée (Nouragues, Petit Saut, Saül, Risquetout) l'espèce est moins abondante ; à Saül elle est légèrement plus commune que *V. michelii* (S. MORI comm. pers.) ; la densité est d'environ 1/ha aux Nouragues d'après un relevé sur 8 ha (PRÉVOST & SABATIER données inédites). Dans tous les cas la distribution des pieds est grégaire.

Phénologie : La floraison a été observée en juillet-août et la fructification de novembre à mars ; la saisonnalité est comparable à celle de *V. michelii* (LOUBRY 1994). Une fructification peut donner de 1000 à 16500 fruits par individu et s'étaler sur 1 à 3 mois avec une période de forte intensité de 2 à 3 semaines (SABATIER 1983).

Dissémination : Au site Arataye, d'après des dénombrements effectués en 1981 sur six arbres adultes (SABATIER 1983), les singes atèles (*Ateles paniscus*) disséminent plus de 50% des graines produites et les toucans (principalement *Ramphastos tucanus*) environ 13% ; plus du quart de la production (28,5%) tombe au sol. Les prédateurs arboricoles (principalement des Psittacidae) consomment environ 3,5% des graines dans la couronne et les prédateurs terrestres font disparaître la quasi-totalité des graines se trouvant au sol sous la couronne des arbres ; près de 40% sont détruites par les pécaris (*Tayassu tajacu*) et près de 60% sont consommées ou disséminées par des rongeurs confectionneurs de caches (*Dasyprocta leporina, Myoprocta exilis, Proechimys cuvieri*). Les fruits de ce *Virola* sont donc consommés par un petit nombre de frugivores, dont le principal est le singe atèle. En ouvrant les fruits au tout premier stade de maturité, avant leur déhiscence naturelle, ces derniers ont en quelque sorte priorité sur les toucans qui recherchent les fruits ouverts. *Virola kwatae* doit être classé parmi les espèces très spécialisées vis-à-vis des frugivores disséminateurs, plus encore que *V. nobilis* A.C. Smith, considéré par HOWE (1993) comme un exemple très net de spécialisation, dont seulement 50% des graines produites sont disséminées par les frugivores avec un consommateur-disséminateur préférentiel (*Ramphastos swaisonii*) qui n'est responsable que de 35% de cette dissémination (moins de 20% des graines produites).

Pour les frugivores, la taille des graines peut modifier l'accessibilité. Cependant, elle ne semble pas expliquer le relatif désintérêt du singe hurleur (*Alouatta seniculus*) envers les fruits de *V. kwatae*. Cet autre frugivore de grande taille ne les consomme qu'irrégulièrement, parfois intensément (JULLIOT 1996), d'autres fois beaucoup moins (JULLIOT & SABATIER 1993 ; SIMMEN & SABATIER 1996). Il peut même délaisser cette ressource alors qu'il rencontre des arbres producteurs sur son trajet (SABATIER 1983), ce qui suggère un comportement de choix alimentaire plutôt qu'une compétition interspécifique.

L'impact des atèles sur le « système de dissémination » de *V. kwatae* est important ; FORGET (1988), FORGET & SABATIER (1997) rapprochent la dispersion spatiale des plantules et jeunes stades de celle des voies préférentielles de circulation de ces singes dans la canopée.

Délai de germination : 3 à 8 semaines pour des graines enterrées (voir également FORGET 1988).

Croissance : FORGET (1988) mentionne une croissance maximale de près de 1 m par an pour l'axe orthotrope des jeunes sujets. Mais en étudiant le stade plantule en sous-bois (site Arataye), il observe une mortalité très forte et une croissance limitée (92,5% des plantules ont disparu en 34 mois, la plupart des survivantes croissent de moins de 10 cm en 16 mois) ; le tempérament de cette espèce serait plus héliophile que celui de *V. michelii*, pour lequel il observe une moindre mortalité.

NOM VERNACULAIRE. — (idiome Paramaka) « Gaan busi mulumba », d'après M. M'BOLA, prospecteur forestier.

RÉPARTITION. — Comme semble l'indiquer l'existence d'un nom Paramaka, l'espèce pourrait être présente au Surinam, et donc ne pas être endémique de Guyane Française. Seule l'étude systématique des échantillons collectés dans les pays voisins pourrait l'attester. Pour l'instant, *V. kwatae* n'est connu que de quelques localités du centre et du nord de la Guyane.

Remerciements

Pierre DÉTIENNE, Scott MORI, Odile PONCY et Marie-Françoise PRÉVOST, sont vivement remerciés pour leur contribution et leur aide.

RÉFÉRENCES

ACKERLY D.D., RANKIN-DE-MERONA J.M. & RODRIGUES W.A. 1990. — Tree densities and sex ratios in breeding populations of dioecious Central Amazonian Myristicaceae. *Journal of Tropical*

Ecology 6 : 239-248.

DÉTIENNE P. & JACQUET P. 1983. — *Atlas d'identification des bois de l'Amazonie et des régions voisines.* Centre Technique Forestier Tropical, Nogent sur Marne.

FORGET P.-M. 1988. — *Dissémination et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt guyanaise.* Thèse Univ. Paris 6, 245 p.

FORGET P.-M. & SABATIER D. 1997. — Dynamics of the seedling shadow of a frugivores-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 13 : 767-773.

HOWE H.F. 1993. — Aspects of variation in a neotropical seed dispersal system. *Vegetatio* 107/108 : 149-162.

JULLIOT C. 1996. — Fruit choice by red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in a tropical rain forest. *American Journal of Primatology* 40 : 261-282.

JULLIOT C. & SABATIER D. 1993. — Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14 : 527-549.

LOUBRY D. 1994. — *Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de Guyane française (5° lat. N.).* Thèse Univ. Paris 6, 394 p. + annexes.

LOUREIRO A., DE FREITAS M.C. & DE VASCONCELLOS F.J. 1989. — Estudo anatômico de 24 espécies do gênero *Virola* (Myristicaceae) da Amazônia. *Acta Amazônica* 19 : 415-465.

RODRIGUES W.A. 1980. — Revisão taxonômica das espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) do Brasil. *Acta Amazônica* 10 : 1-127.

SABATIER D. 1983. — *Fructification et dissémination en forêt guyanaise. L'exemple de quelques espèces ligneuses.* Thèse Univ. Montpellier, 238 p. + annexes.

SIMMEN B. & SABATIER D. 1996. — Diets of somme French Guianan primates : food composition and food choices. *International Journal of Primatology* 17 : 661-693.

SMITH A.C. & WODEHOUSE R.P. 1937. — The American species of Myristicaceae. *Brittonia* 2 : 393-527.

Manuscrit reçu le 13 décembre 1996 ;
version révisée acceptée le 29 août 1997.